

И. Я. Павлинов

**ПОДРОДОВАЯ СИСТЕМАТИКА ПЕСЧАНОК
РОДА *TATERA* LATASTE, 1882 В СВЯЗИ С ОСОБЕННОСТЯМИ
СТРОЕНИЯ ИХ КОСТНОГО СРЕДНЕГО УХА**

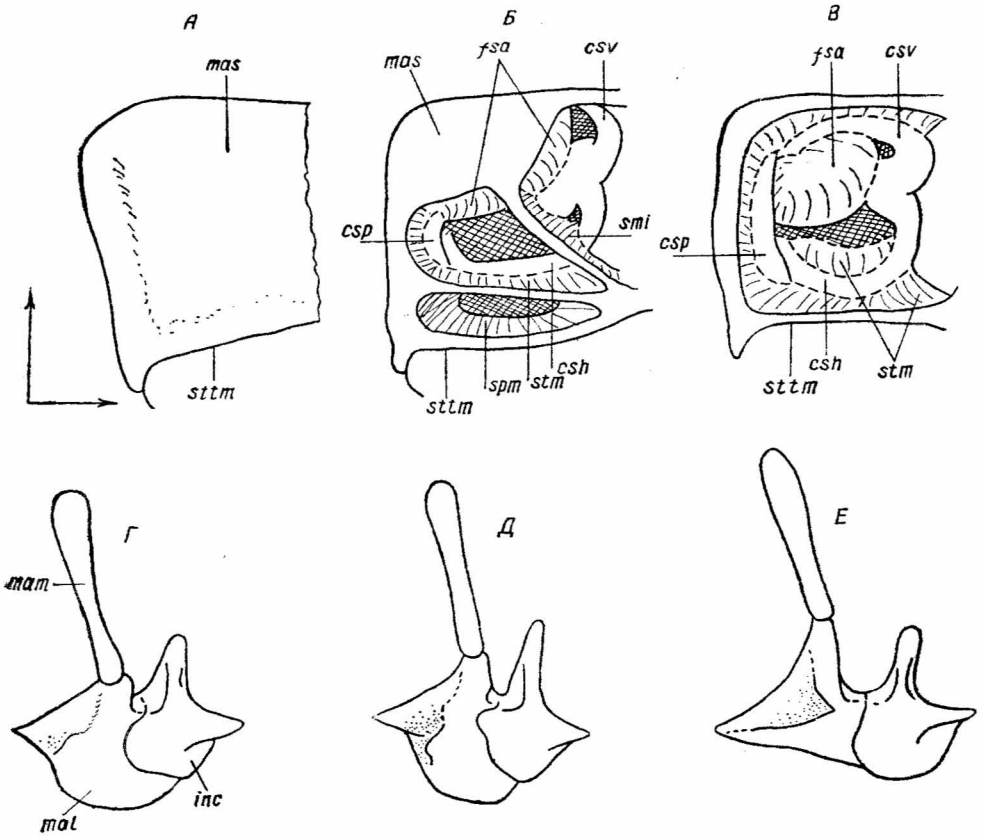
Для группы *Tatera* sensu lato было выделено три таксона ранга рода—подрода: монотипические *Tatera* s. str. Lataste, 1882, *Gerbilliscus* Thomas, 1897 и политипический *Taterona* Wroughton, 1917, выделенный из *Tatera* s. str. В современной литературе эта группа трактуется как род с двумя подродами—*Tatera* s. str. (syn. *Taterona*) и *Gerbilliscus*. Впервые такая таксономическая структура приведена у Холлистера (Hollister, 1919), затем она была повторена Эллерманом, который в отношении различий, указанных Роутоном для *Tatera* s. str. и *Taterona*, писал, что они «...настолько незначительны, что было бы потерей времени и места повторять признаки» (Ellerman, 1941, с. 511). Позднее точка зрения Холлистера на подродовую систему *Tatera*, дополненная своеобразной «аргументацией» Эллерманом, не обсуждалась. В более поздних работах, посвященных проблемам систематики этой группы (Davis, 1949, 1966, 1974; Pirlot, 1955; Matthey, 1969; Matthey a.o., 1970), поднимались лишь вопросы о числе и составе африканских видов гололапых песчанок.

Настоящая статья посвящена изучению особенностей морфологии костного среднего уха, строение которого у песчанок имеет большое таксономическое значение. Основное внимание уделялось оценке возможности использования этих признаков для определения надвидовых группировок в рамках рода *Tatera*. Исследованы следующие виды (определение и номенклатура африканских форм даны по Дэвису, 1974): *T. indica* (типовой таксон *Tatera* s. str.) — 10 экз.; *T. robusta* — 5; *T. nigricauda* — 2; *T. valida* — 3; *T. leucogaster* — 5; *T. afra* — 2 (типовой таксон *Taterona*) — 2; *T. boehmi* (типовой таксон *Gerbilliscus*) — 2. Материалы в коллекциях Зоологического музея МГУ, Зоологического института АН СССР (Ленинград) и Национального музея естественной истории (Вашингтон). Автор признателен О. Л. Россолимо, И. М. Громову, Г. В. Сетцеру и К. Прунт за предоставленную возможность обработки материалов и обсуждение результатов.

Для надвидовой систематики в подсемействе Gerbillinae наибольшее значение, как установлено нами, имеет строение мастоидной части слухового барабана и молоточка. Для этих элементов были определены эволюционно исходные и производные состояния (4 для первого и 3 для второго), позволяющие выделять дискретные симплезиоморфные и синапоморфные группировки. В роде *Tatera* обнаружено 3 типа строения мастоидной части и 2 типа строения молоточка; остальные исследованные признаки в нашей выборке постоянны. В результате оказалось возможным выделить три хорошо очерченные группы видов.

В группе, объединяющей виды *robusta*, *nigricauda*, *valida*, *leucogastr*, *afra*, мастоидная часть слухового барабана и молоточек плезиоморфного строения. Мастоидная полость как таковая отсутствует, поскольку дно поддужной ямки сращено с боковой стенкой mastoideum. Тимпано-мастоидная и парамастоидная септы, расположенные на границе мастоидного и тимпанального отделов, слабо развиты, причем первая не перфорирована. Обе септы соединяются со стенкой слухового барабана по тимпано-мастоидному шву. Молоточек с резко выпуклой линией верхнего края, более массивный по сравнению с наковальной (рисунок, А, Г).

У *T. boehmi* молоточек, как и в предыдущей группе, имеет плезиоморфное строение (рисунок, Д). Апоморфный мастоидный отдел слухового барабана характеризуется следующими отличительными особен-



Строение мастоидной части барабанной полости (верхний ряд) и двух слуховых косточек (нижний ряд) у представителей рода *Tatera* Lataste. Вид сбоку, полусхематично; часть крыши мастоидной полости (отсутствует у *T. afra*), не сращенная с дном поддужной ямки, вскрыта:

А, Г — *T. afra*; Б, Д — *T. boehmi*; В, Е — *T. indica*; csh, csp, csv — горизонтальный, задний и вертикальный полукружные каналы соответственно; fsa — дно поддужной ямки; inc — наковальня; mal — молоточек; mam — рукоятка молоточка; mas — часть крыши мастоидной полости, сращенная с дном поддужной ямки; smi, spm, stm — внутренняя мастоидная, парамастоидная и тимпано-мастоидная септы соответственно; sttm — тимпано-мастоидный шов.

ностями (рисунок, Б). Поддужная ямка частично редуцирована, ее дно сохраняет контакт со стенкой *mastoideum* лишь в задне-верхнем углу последнего. В результате в передне-нижнем углу мастоидной части образуется небольшая мастоидная полость. Она частично отделена от тимпанальной полости крупной парамастоидной септой и разделена на камеры двумя костными перегородками (септами). Тимпано-мастоидная септа расположена несколько выше парамастоидной, сочленяется со стенкой *mastoideum* дорсальнее тимпано-мастоидного шва, перфорирована в той своей части, которая заключена в дугу горизонтального полукружного канала. Внутренняя мастоидная септа пересекает по диагонали мастоидную полость от передне-нижнего угла к задне-верхнему. Септа сплошная, отделяет задне-нижнюю часть полости от передне-верхней, которая широко открыта в петрозную камеру.

У *T. indica* мастоидная часть слухового барабана и молоточек характеризуются апоморфным строением. Поддужная ямка полностью редуцирована, имеется хорошо развитая полость, занимающая весь *mastoideum*. Эта полость без перегородок и дополнительных камер, отделена от тимпанальной полости сплошной тимпано-мастоидной септой и ши-

роко открыта в петрозную камеру. Парамастоидная и внутренняя мастоидная септы отсутствуют. Молоточек с уплощенным верхним краем, заметно менее массивный по сравнению с наковальной, чем у ранее охарактеризованных форм (рисунок, В, Е).

Следовательно, у представителя рода *Tatera* строение костного среднего уха находится в целом на довольно примитивном (для Gerbillinae) уровне организации. Наиболее многочисленна симплезиоморфная группа видов *robusta* — *afra*, в которой строение слухового барабана и слуховых костей соответствует исходному для всего подсемейства типу. Только у двух видов обнаружены апоморфные варианты; однако и у них уровень продвинутости исследованных элементов невысок по сравнению со многими другими гербиллинами. Таким образом, род *Tatera* демонстрирует самые начальные этапы эволюции костного среднего уха песчанок — отдельные «попытки» перехода от плезиоморфного строения к более продвинутому. Среди остальных современных Gerbillinae только в роде *Taterillus* костное среднее ухо устроено так же примитивно: у его представителей апоморфные варианты *mastoideum* в настоящее время не известны.

Существенная особенность рода *Tatera*, отличающая его от других таксонов Gerbillinae того же ранга, заключается в том, что виды *boehmi* и *indica* по строению мастоидной части дивергировали в разных направлениях. Свойственные им варианты строения слухового барабана являются, по существу, начальными этапами эволюционного развития двух различных типов. Вариант «*boehmi*» при дальнейшей специализации приводит к типу, свойственному, например, «высшим» песчанкам (*Meriones*, *Rhombomys* и т. п.); вариант «*indica*» — к типу, свойственному, например, *Desmodillus*. Насколько позволяют судить наши материалы по другим Gerbillinae, между этими двумя типами не существует переходных вариантов; они могут быть выведены из исходного типа, независимо один от другого. В других таксонах Gerbillinae, трактуемых в качестве родов, для которых известны различные по уровню продвинутости варианты морфологии *mastoideum*, последняя всегда устроена однотипно (*Gerbillus*, *Gerbillurus* — ориг. данные).

Различия в строении костного среднего уха между выделенными группами видов (особенно в свете «перспективной» оценки дальнейших возможных направлений специализации мастоидной части) таковы, что их нельзя не учитывать при анализе таксономической структуры рода *Tatera*. Прежде всего, необходимо подчеркнуть явную обособленность в рамках всей группы гололапых песчанок индийской формы *T. indica* — прочие виды заметно уступают ей по уровню специализации рассмотренных признаков. Характер различий между этим видом и африканскими видами группы *robusta* — *afra* безусловно не позволяют считать их членами одного подрода. Таким образом, таксон *Tatera* s. str. следует рассматривать как монотипический, включающий один вид — *T. indica*. Более сложен вопрос о взаимоотношении групп *robusta* — *afra* и *boehmi*. По строению костного среднего уха они обособлены в меньшей степени одна от другой, чем от *T. indica*. Возможность их совместного противопоставления индийской песчанке подтверждается и особенностями окраски — частым развитием побеления на конце хвоста и отсутствием темной полосы на его нижней стороне (см. Ellerman, 1941). Вместе с тем, различия и между этими африканскими группами по строению слухового барабана, как показывает наш опыт изучения песчанок, нельзя считать просто «видовыми»; в других таксонах Gerbillinae они соответствуют подродовому уровню дифференциации. Следует отметить, что в случае двух рассматриваемых групп видов это общее правило косвенно подтверждается особенностями строения ростральной части черепа и ниж-

ней челюсти у *T. boehmi*, которые существенно отличают этот вид от других представителей *Tatera s. lato* (ориг. данные).

Таким образом, вопрос о таксономической структуре *Tatera s. lato* представляется достаточно сложным. Он может быть решен несколькими путями. Если двум группам африканских видов придавать формальный статус таксонов подродового ранга, как это обычно принимается (и подтверждается нашими данными), то, видимо, большая обособленность *T. indica* почти автоматически подразумевает целесообразность разделения индийской и африканской гололапых песчанок в качестве самостоятельных родов — *Tatera* и *Gerbilliscus* (syn. *Taterona*). Эта точка зрения существенно отличается от традиционной и поэтому требует дальнейшего обоснования, в том числе оценки эквивалентности различий между *Tatera*, *Gerbilliscus* (в нашем понимании) и их ближайшими родственниками — *Taterillus*. Если же исходить из целостности рода *Tatera s. lato* в существующем его объеме, то наиболее целесообразным было бы, по всей вероятности, выделение трех подродов, соответствующих указанным ранее группам видов. Такая трактовка, в свете современных данных по морфологии гололапых песчанок, является более приемлемой, чем первая. В связи с этим можно предложить следующую систему рода *Tatera s. lato*, которая является своего рода «компромиссом» между классической и той, которая должна была бы отразить обособленность *T. indica* от прочих видов по строению костного среднего уха.

Род *Tatera* Lataste, 1882

Типовой таксон: *Dipus indicus* Hardwicke, 1807.

Состав: 3 подрода и 9 видов.

Подрод *Tatera s. str.*

Типовой таксон: *Dipus indicus* Hardwicke, 1807.

Состав: 1 вид — *T. (Tatera) indica* Hardwicke, 1807.

Подрод *Gerbilliscus* Thomas, 1897

Типовой таксон: *Gerbillus boehmi* Noack, 1887.

Состав: 1 вид — *T. (Gerbilliscus) boehmi* Noack, 1887.

Подрод *Taterona* Whroughton, 1917

Типовой таксон: *Gerbillus afer* Gray, 1830.

Состав: предположительно 7 видов (по Дэвису, 1974) — *T. (Taterona) leucogaster* Peters, 1852; *T. (Taterona) nigricauda* Peters, 1878; *T. (Taterona) robusta* Cretzschmar, 1826; *T. (Taterona) afra* Gray, 1830; *T. (Taterona) valida* Bocage, 1890; *T. (Taterona) brantsii* Smith, 1834; *T. (Taterona) inclusa* Thomas et Whroughton, 1908. Два последних вида, строение костного среднего уха которых в настоящее время не известно, включены в подрод провизорно.

SUMMARY

Three types of the malleus morphology and two types of the malleus morphology are revealed in the *Tatera* genus. Three groups of species are distinguished which are considered as separate subgenera: monotypic *Tatera s. str.* and *Gerbilliscus* and polytypic *Taterona*.

Davis D. H. S. The affinities of the South African gerbils of the genus *Tatera*.— Proc. Zool. Soc., 1949, 118, p. 4, p. 1002—1018.

Davis D. H. S. Contribution to the revision of the genus *Tatera* in Africa.— Ann. Mus. r. Afr. Centr., 1966, in-8°, 144, p. 49—65.

Davis D. H. S. Genera *Tatera* and *Gerbillurus*.— In: J. Meester, H. W. Setzer (eds.). The mammals of Africa — an identification manual, 1974, p. 6.4, p. 1—7.

Hollister N. East African mammals in the United States National Museum. P. II. Rodentia, Lagomorpha, Tubulidentata.— Bull. US Nat. Mus., 1919, N 99, p. 1—175.

- Ellerman J. B. The families and genera of living rodents, 2. Lond. 1941.—690 p.
- Matthey R. Chromosomes de Gerbillinae, Genres Tatera et Taterillus.—Mammalia, 1969, 33, N 3, p. 522—528.
- Matthey R., Petter F. Etude cytogenetique et taxonomique de 40 Tatera and Taterillus provenant de Haute-Volta et de Republique Centraafricaine (Rongeurs, Gerbillidae).—Mammalia, 1970, 34, N 4, p. 585—597.
- Pirlot P. L. Variabilite intra-generique chez un rongeur africaine (Tatera Lataste).—Ann. Mus. r. Congo Belg., 1955, in-8°, 39, p. 66—79.

Зоологический музей МГУ

Поступила в редакцию
23.X 1979 г.

УДК 575:591.4:598.113.6

А. В. Яблоков, А. С. Баранов, А. С. Розанов

ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ НЕМЕТРИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ОКРАСКИ ПРЫТКОЙ ЯЩЕРИЦЫ (*LACERTA AGILIS* L.)

Понимание необходимости комплексного микроэволюционного изучения отдельных видов ныне распространяется все более широко. Сейчас изучается географическая изменчивость в пределах всего или большей части ареала *Cerpea nemoralis* (Jones a.o., 1977), *Mus musculus* (Berry, 1963, 1977; Selander, 1970), много работ посвящено изучению микроэволюции нескольких близких видов дрозофил (Dobzhansky, 1937, 1972; Carson, 1970; Ayala, 1975 и др.). Есть интересные микроэволюционные работы еще, наверное, по полутора — двум десяткам видов животных.

В качестве перспективного для микроэволюционного исследования вида нами выбрана прыткая ящерица (*Lacerta agilis*). Этот вид достаточно многочислен даже в полностью освоенных человеком регионах, доступен для получения большого популяционного материала в природе (один исследователь может произвести описание многих десятков ящериц в день и после их обработки выпустить, тем самым не нарушая биологической целостности популяций, что отвечает одному из требований, предъявляемых в настоящее время к зоологическим исследованиям) и обладает, как и все рептилии, множеством легко учитываемых признаков, в основном связанных с окраской и чешуйчатостью. Таксономия и биология данного вида рептилий изучена достаточно хорошо (Сухов, 1948; Peters, 1958, 1960; Fuhn, Vancea, 1964; Fuhn, 1967; Даревский и др., 1976).

В основу настоящего исследования положен принцип учета дискретных, неметрических фенотипических вариаций (фенов и их групп), которые рассматриваются как признаки-маркеры генотипического состава изучаемых популяций (Тимофеев-Ресовский и др., 1973). Такое фенгеографическое исследование дает возможность углубленного понимания закономерностей проявления географической изменчивости (Серебровский, 1929). Таким образом, целью настоящей работы явилось описание изменчивости и фенгеографии прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*) самого массового и широкораспространенного вида рептилий Евразии.

Материал, использованный для настоящей статьи, включает коллекции Института биологии развития им. Н. К. Кольцова АН СССР из разных районов Евразии и материал коллекций Зоологического музея МГУ (Москва), Зоологического музея АН УССР (Киев), Зоологического института АН СССР (Ленинград), а также небольшие серии ящериц из музеев Вены, Лондона, Стокгольма, Базеля, Бонна. В общей сложности изучено 13 668 экз. ящериц из 135 точек ареала.

Признаки-маркеры, использованные в настоящей работе, относятся к неметрическим признакам окраски — цвет и рисунок (Yablokov a.o., 1980).

Фенгеография рисунка. На рис. 1 показано географическое распределение разной частоты встречаемости 9 фенов, из которых 4 относятся к характеру центральной спинной полосы, 2 — к боковым спинным полосам и 3 — к пятнистости спины. Каждый из изученных признаков рисунка показывает специфический характер распределения частот встречаемости. При этом зоны высокой концентрации признаков могут быть как в восточной, так и в западной части